

Ecologie chimique des charançons des palmiers, *Rhynchophorus* spp. (Coleoptera)

Ecología química de los picudos de las palmas, *Rhynchophorus* spp. (Coleoptera)

D. ROCHAT⁽¹⁾, C. DESCOINS⁽¹⁾, C. MALOSSE⁽¹⁾, P. NAGNAN⁽¹⁾, P. ZAGATTI⁽¹⁾, F. AKAMOU⁽²⁾, D. MARIAU⁽³⁾

Résumé. — L'écologie chimique des charançons des palmiers (*Rhynchophorus* spp.) a été étudiée sur le terrain et au laboratoire afin d'identifier des substances attractives pour les adultes et susceptibles d'améliorer leur piégeage en plantation. Nous avons montré que les adultes de *R. palmarum* sont attirés par l'odeur émise par les tissus de leurs plantes-hôtes en cours de fermentation. La composition des odeurs émises par 4 matériels végétaux attractifs pour cette espèce a été établie. Une phéromone d'agrégation a été découverte et identifiée chez *R. palmarum*. Il s'agit du (E)-2-méthylhept-5-én-4-ol, composé baptisé rhynchophorol I. Deux autres phéromones d'agrégation ont été identifiées chez les espèces *R. phoenicis* et *R. vulneratus* : il s'agit respectivement du 3-méthyl-octan-4-ol (rhynchophorol II) et du 4-méthylnonan-5-ol (rhynchophorol III). Ces molécules, émises par les mâles, agissent en forte synergie avec les odeurs végétales pour attirer des congénères des 2 sexes. L'usage de rhynchophorols I et II de synthèse (racémiques) permet d'accroître par un facteur de 10 à 20 les captures de *R. palmarum* et de *R. phoenicis* respectivement, obtenues par les pièges végétaux traditionnels. La poursuite des études engagées sur les odeurs végétales attractives pour les rhynchophores devraient fournir prochainement des attractifs totalement synthétiques, assurant un piégeage encore plus aisé et efficace de ces ravageurs.

Mots clés. — Coléoptères, Curculionidae, *Rhynchophorus* phéromone d'agrégation, substances allélochimiques, identification, EAG, attraction, olfactométrie, piégeage.

INTRODUCTION

Le genre *Rhynchophorus* compte 10 espèces de charançons dont la plupart sont des ravageurs des cultures de cocotier ou de palmier à huile. *R. palmarum* (L.) en Amérique latine, *R. ferrugineus* (Olivier), *R. vulneratus* (Panzer) et *R. bilineatus* (Montrouzier) en Asie, *R. phoenicis* (F.) en Afrique, ou des palmiers ornementaux *R. cruentatus* (F.) au sud des Etats-Unis (Wattanapongsiri, 1966). Les rhynchophores sont des ravageurs secondaires qui n'infestent que des arbres blessés. Les dommages sont surtout causés par les larves qui se développent dans le stipe et le cœur des palmiers. L'espèce *R. palmarum* est aussi redoutée au stade adulte comme vecteur de la maladie de l'anneau rouge (Schuiling et Van Dintner, 1981 ; Griffith, 1987).

Si la lutte chimique contre les larves est relativement aisée et efficace, celle contre les adultes est beaucoup plus difficile et aléatoire. Les adultes vivent en effet cachés sur les arbres et sont très mobiles. La seule méthode employée

Resumen. — Se ha estudiado en el campo y en el laboratorio la ecología química de los picudos de las palmas (*Rhynchophorus* spp.) con el fin de identificar sustancias atractivas para adultos y que sean capaces de mejorar su trampeo en la plantación. Hemos demostrado que los adultos de *R. palmarum* son atraídos por el olor emitido por los tejidos de sus plantas huéspedes fermentación. La composición de los olores emitidos por 4 materiales vegetales atractivos para esta especie fue establecida. Una feromona de agregación fue descubierta e identificada en *R. palmarum*. Se trata del (E)-2-metilhept-5-en-4-ol compuesto llamado rincoforol I. Dos otras feromonas de agregación fueron identificadas en las especies *R. phoenicis* y *R. vulneratus* : se trata respectivamente del 3-metiloctano-4-ol (rincoforol II) y del 4-metilnonan-5-ol (rincoforol III). Estas moléculas, emitidas por los machos, actúan en fuerte sinergia con los olores vegetales para atraer congénere de ambos sexos. El uso del rincoforol I y II de síntesis (racémicos) permite incrementar por un factor de 10 a 20 las capturas conseguidas de *R. palmarum* y de *R. phoenicis* respectivamente, mediante trampas vegetales tradicionales. Para proseguir los estudios emprendidos sobre los olores vegetales atractivos para los rincóforos debería permitir próximamente la obtención de atractivos totalmente sintéticos, lo que aseguraría un trampeo aún más fácil y eficaz de esta plaga.

Palabras claves. — Coleópteros, Curculionidae, *Rhynchophorus*, feromona de agregación, sustancias aleloquímicas, identificación, EAG, atracción, olfactometría, trampeo.

INTRODUCCION

El género *Rhynchophorus* incluye 10 especies de picudos, la mayoría de ellos son plagas de los cultivos del cocotero y de la palma acentera : *R. palmarum* (L.) en América Latina, *R. ferrugineus* (Olivier), *R. vulneratus* (Panzer), y *R. bilineatus* (Montrouzier) en Asia, *R. phoenicis* (F.) en África, o de las palmas ornamentales *R. cruentatus* (F.) en el sur de Estados Unidos (Wattanapongsiri, 1966). Los rincóforos son plagas secundarias que infestan sólo los árboles heridos. Los daños son causados sobre todo por las larvas que se desarrollan en el estipe y el cogollo de las palmas. También se le teme a la especie *R. palmarum* en estado adulto como vector de la enfermedad del anillo rojo (Schuiling y Van Dintner, 1981 ; Griffith, 1987).

Si el control químico de las larvas resulta relativamente fácil de cumplir y eficaz, el de los adultos en cambio resulta mucho más difícil y aleatorio. En efecto, los adultos viven escondidos en los árboles y tienen una gran movilidad. El

(1) INRA Laboratoire des Médiateurs Chimiques - Domaine de Brouessy 78114 Magny-les-Hameaux (France)

(2) IDEFOR/DPO station Marc Delorme 07 BP 13 Abidjan (Côte-d'Ivoire)

(3) CIRAD-CP - BP 5035 - 34032 Montpellier Cedex (France)

(1) INRA Laboratoire des Médiateurs Chimiques - Domaine de Brouessy 78114 Magny-les-Hameaux (France)

(2) IDEFOR/DPO station Marc Delorme 07 BP 13 Abidjan (Côte-d'Ivoire)

(3) CIRAD-CP - BP 5035 - 34032 Montpellier Cedex (France)

consiste à attirer les adultes vers des pièges empoisonnés, appâtés avec du végétal : morceaux de palmiers ou de canne à sucre. La préparation des appâts et des pièges est très lourde et les captures obtenues ne sont pas toujours en rapport avec l'investissement en travail. L'efficacité du piégeage est directement liée au pouvoir attractif des appâts végétaux, qui est limité dans le temps et très variable.

Pour améliorer l'efficacité du piégeage des rhynchophores adultes, nous avons entrepris une étude approfondie de l'écologie chimique de ces insectes et tout particulièrement de *R. palmarum*. Deux aspects complémentaires ont été abordés au laboratoire et sur le terrain :

- l'étude des relations allélochimiques entre *R. palmarum* et ses plantes-hôtes, notamment pour identifier les odeurs végétales attractives pour le charançon ;
- l'étude de la communication intraspécifique chez les rhynchophores pour rechercher et identifier des phéromones susceptibles de fournir des attractifs synthétiques. Cette dernière étude a débuté, puis a été approfondie, chez l'espèce *palmarum* et est aujourd'hui étendue aux espèces *phoenicis* et *vulneratus*.

L'ATTRACTION DE *R. PALMARUM* PAR LES VÉGÉTAUX

Plantes-hôtes de *R. palmarum*

Ce sont fondamentalement les palmiers. L'insecte se développe aussi sur des Caricaceae (papayer, *Jacaratia* spp.), la canne à sucre et le bananier (Wattanapongsiri, 1966). Toutes ces plantes possèdent des tissus tendres et juteux, qui exsudent facilement après blessure. Ces tissus ou la sève qui les irrigue sont tous riches en sucres et sont très attractifs pour les adultes.

Données de piégeage

Elles sont rares dans la littérature scientifique (Morin *et al.*, 1986 ; Moura *et al.*, 1990 ; Hernandez *et al.*, 1993). La comparaison des données disponibles est malaisée car les pièges et les appâts, mis au point empiriquement, sont tous différents. Les appâts sont presque tous des matériels végétaux naturels : surtout cœur et stipe de palmier (nombreuses espèces), canne à sucre, plus rarement ananas. Les tissus juteux de palmiers et la canne à sucre paraissent beaucoup plus attractifs que les fruits (mangues, bananes, ananas). La mélasse, sous-produit de la canne à sucre, est souvent ajoutée aux tissus végétaux avec plus ou moins de succès (Moura *et al.*, 1990). Une seule référence (Hagley, 1965) fait mention de composés synthétiques attractifs pour *R. palmarum*. Ce résultat ancien n'a jamais été confirmé depuis.

Nous avons conduit en Colombie un essai de piégeage à l'aide de palmiers à huile abattus non empoisonnés (Rochat, 1991). Les rhynchophores attirés étaient récupérés matin et soir sur le stipe. Le tableau I indique l'évolution des captures pendant les 4 jours suivant l'abattage ainsi que la sex-ratio des insectes piégés. On note que 80% des charançons capturés ont été attirés dans les 2 jours suivant l'abattage des arbres et que les palmiers n'ont plus guère attiré de *R. palmarum* après 5 jours. Les arbres attirent autant les charançons des 2 sexes, mais dans des proportions très variables selon les relevés.

La dynamique d'attraction des rhynchophores observée lors de cet essai est similaire à celles décrites par Morin *et al.*, (1986) et Moura *et al.*, (1990), bien que l'attraction ait été très rapide et de courte durée. Dans tous les cas, l'attractivité passe par un maximum, atteint plus ou moins

unique méthode employée consiste en attirer les adultes hacia trampas envenenadas, cebadas con vegetal ; pedazos de palmas o de caña de azúcar. La preparación de los cebos y de las trampas es muy laboriosa y las capturas conseguidas no corresponden siempre a la inversión en trabajo. La eficiencia del trampeo está directamente relacionada con el poder atractivo de los cebos vegetales, el cual es muy variable y limitado en el tiempo.

Para mejorar la eficiencia del trampeo de los rincóforos adultos, hemos emprendido un estudio detenido de la ecología química de estos insectos y más especialmente de *R. palmarum*. Se abordaron dos aspectos adicionales en el laboratorio y en el campo :

- el estudio de las relaciones aleloquímicas entre *R. palmarum* y sus plantas huéspedes, especialmente para identificar los olores vegetales atractivos para el picudo ;
- el estudio de la comunicación intraespecífica en los rincóforos para buscar e identificar los feromonas capaces de proporcionar atractivos sintéticos. Este último estudio empezó, y fue profundizado, en la especie *palmarum* y hoy día se extiende a las especies *phoenicis* y *vulneratus*.

ATRACCIÓN DE *R. PALMARUM* POR LOS VEGETALES

Plantas huéspedes de *R. palmarum*

Son fundamentalmente las palmas. El insecto se desarrolla también en los Caricaceae (papaya, *Jacaratia* spp.), la caña de azúcar y el platanero (Wattanapongsiri, 1966). Todas esas plantas poseen tejidos tiernos y carnosos, que exudan fácilmente después de una herida. Estos tejidos o la savia que los riega son todos ricos en azúcares y son muy atractivos para los adultos.

Datos de trampeo

Hay pocos en la literatura científica (Morin *et al.*, 1986, Moura *et al.*, 1990 ; Hernandez *et al.*, 1993). Resulta difícil comparar los datos de que se dispone porque las trampas y los cebos, ideados de modo empírico, son todos diferentes. Los cebos son casi todos materiales vegetales naturales, sobre todo cogollo y estipe de palma (numerosas especies), caña de azúcar, más raras veces piña. Los tejidos carnosos de palmas y la caña de azúcar parecen mucho más atractivos que los frutos (mangos, plátanos, piñas). La melaza, subproducto de la caña de azúcar, se añade a menudo a los tejidos vegetales con más o menos éxito (Moura *et al.*, 1990). Una sola referencia (Hagley, 1965) menciona los compuestos sintéticos atractivos para *R. palmarum*. Este resultado ya antiguo nunca fue confirmado desde entonces.

Hemos llevado a cabo un ensayo de trampeo en Colombia mediante palmas aceiteras tumbadas sin veneno (Rochat, 1991). Los rincóforos atraídos se recuperaban por la mañana y por la noche sobre el estipe. El cuadro I señala la evolución de las capturas durante los 4 días después de la tumba, así como el sex-ratio de los insectos trampeados. Se nota que el 80% de los picudos capturados fueron atraídos durante los 2 días siguientes a la tumba de los árboles y que las palmas apenas atraían los *R. palmarum* pasados los 5 días. Los árboles atraían por igual los picudos de ambos sexos, pero en proporciones muy variables según los chequeos.

La dinámica de atracción de los rincóforos observada cuando se realizó este ensayo es similar a la que describen Morin *et al.* (1986) y Moura *et al.* (1990), aunque la atracción haya sido muy rápida y de corto plazo. De todas maneras, la atracción pasa por un máximo, alcanzado con más o

TABEAU I. — Nombre et sex-ratio des *R. palmarum* capturés à l'aide de palmiers à huile abattus (n = 20), en fonction de la durée après abattage dans une plantation du nord de la Colombie — (Número y sex-ratio de los *R. palmarum* capturados mediante palmas aceiteras tumbadas (n=20), según la duración después de la tumba en una plantación del Norte de Colombia)

Durée après abattage ⁽¹⁾ (Duración después de la tumba)	6 et 18h (6 y 18h)	30 et 42h (30 y 42h)	54 et 66h (54 y 66h)	78 et 90h (78 y 90h)	Total (Total)
Moyenne (Promedio) ⁽²⁾	11,8a	8,0b	3,0c	2,3c	25,1
CV (%) ⁽³⁾	46	60	123	137	48
Part du total (Parte del total) (%)	47	32	12	9	100
Sex-ratio (M:F) ⁽⁴⁾	1 0,9	1:1,3	1 0,6	1:1,1	1:1,0

(1) Données cumulées pour 2 relevés (1 en soirée et 1 en matinée) — (Datos acumulados para 2 chequeos —1 por la noche y el otro por la mañana)

(2) Les valeurs en ligne associées à une même lettre ne diffèrent pas significativement au seuil de 5% (n=20 stupe, test de Friedman) — (Los valores en línea asociadas a una misma letra no difieren significativamente al umbral de los 5% —n= 20 stupe, prueba de Friedman)

(3) CV coefficient de variation — (coeficiente de variación)

(4) A partir des nombres cumulés d'insectes piégés — (A partir de cifras acumuladas de insectos trapeados)

rapidement après mise en place des appâts, puis décroît rapidement. En général, les appâts végétaux sont très attractifs pendant 4-5 jours et permettent de capturer des charançons pendant environ 10 jours, très rarement plus de 15 jours. Les conditions climatiques et la structure des pièges où est disposé l'appât semblent déterminer en partie la durée et l'évolution de l'attractivité du matériel végétal.

Nos observations et la bibliographie suggéraient que l'attraction de *R. palmarum* vers les pièges appâtés était pour l'essentiel liée à la perception par l'insecte de l'odeur émise par le végétal lors de la fermentation des liquides sucrés qu'il contient. Ces hypothèses ont été démontrées ou fortement étayées par nos résultats de laboratoire pour *R. palmarum*. Elles sont probablement généralisables à toutes les espèces de rhynchophores ayant une incidence économique (Wattanapongsiri, 1966 ; Nadarajan, 1984 ; Giblin-Davis et Howard, 1989 ; Weissling *et al.*, 1992).

Données de laboratoire : olfactométrie et électroantennographie

Nous avons démontré expérimentalement que *R. palmarum* était attiré par les odeurs de sève de palmier à huile fermentée et l'exsudat du tronc de *Jacaratia digitata* (Solms) (Rochat, 1991). Le charançon est très fortement attiré par l'odeur de sève de palmier ayant fermenté pendant 72 heures à 27 °C ; après 120 heures de fermentation, l'odeur exhalée par la sève n'est plus attractive (Fig. 1). Ainsi nous confirmons que la fermentation des liquides libérés par des plantes attractives pour l'insecte produit des composés volatils agissant sur le comportement du charançon.

L'électroantennographie est une technique permettant de mesurer l'activité électrique des neurones olfactifs de l'antenne d'un insecte soumis à une stimulation odorante, on obtient un électroantennogramme (EAG) dont l'amplitude est corrélée à la sensibilité de l'antenne au stimulus odorant appliqué. Par cette technique, nous avons montré que l'antenne de *R. palmarum* est très sensible aux odeurs émises par 4 matériels végétaux attractifs pour le charançon sur le terrain (canne à sucre, coeur de cocotier, sève de palmier à huile, tronc de *Jacaratia* sp.). La figure 2 présente l'amplitude des EAG obtenus en réponses à quelques odeurs particulièrement bien détectées par *R. palmarum*.

Identification d'odeurs végétales susceptibles de fournir des appâts synthétiques pour le piégeage de *R. palmarum*

Deux études complémentaires ont été menées pour identifier les odeurs émises par des appâts végétaux attractifs vis-à-vis de *R. palmarum*. Dans les 2 cas la chromatographie en phase gazeuse (CPG) et le couplage CPG-spectrométrie de masse (CPG-SM) nous ont permis d'analyser et d'identifier les principaux composés isolés :

menos rapidez después de colocar cebos, y decrece rápidamente. Por lo general, los cebos vegetales son muy atractivos durante 4-5 días y permiten que se capture picudos durante unos 10 días, muy raras veces más de 15 días. Las condiciones climáticas y la estructura de las trampas donde se coloca el cebo parece determinar en parte la duración de la evolución de la atracción del material vegetal.

Nuestras observaciones y la bibliografía sugerían que la atracción de *R. palmarum* hacia las trampas cebadas estaba relacionada con la percepción por el insecto del olor emitido por el vegetal cuando fermentaban los líquidos azucarados que contiene. Estas hipótesis fueron demostradas o fuertemente apoyadas por nuestros resultados en laboratorio para *R. palmarum*. Probablemente son generalizadas a todas las especies de rincóforos con una incidencia económica (Wattanapongsiri, 1966 ; Nadarajan, 1984 ; Giblin-Davis y Howard, 1989 ; Weissling *et al.*, 1992).

Datos en laboratorio : olfactometría y electroantennografía

De forma experimental hemos demostrado que *R. palmarum* era atraído por olores de savia de palma acenera fermentada y el exudado del tronco del *Jacaratia digitata* (Solms) (Rochat, 1991). El picudo es fuertemente atraído por el olor de savia de la palma que ha fermentado durante 72 horas a 27 °C ; después de 120 horas de fermentación, el olor despedido por la savia no tiene ningún efecto atractivo (Fig. 1). Por lo tanto confirmamos que la fermentación de los líquidos liberados por las plantas atractivas para el insecto producen compuestos volátiles que actúan sobre el comportamiento del picudo.

La electroantennografía es una técnica que permite medir la actividad eléctrica de los neurones olfactivos de la antena de un insecto sometido a una estimulación olorosa, se obtiene un electroantennograma (EAG) cuya amplitud está correlacionada con la sensibilidad de la antena al estímulo oloroso aplicado. Mediante esta técnica hemos demostrado que la antena de *R. palmarum* es muy sensible a los olores emitidos por 4 materiales vegetales atractivos para el picudo en el campo (caña de azúcar, cogollo de cocotero, savia de palma acenera, tronco de *Jacaratia* sp.). La figura 2 presenta la amplitud de los AEG obtenidos como respuesta a algunos olores especialmente bien detectados por *R. palmarum*.

Identificación de los olores vegetales capaces de proporcionar cebos sintéticos para el trapeo de *R. palmarum*

Se llevaron a cabo dos estudios adicionales para identificar los olores emitidos por los cebos vegetales atractivos sobre *R. palmarum*. En ambos casos la cromatografía en fase gaseosa (CPG) y el acoplamiento CPG-espectrometría de masa (CPG-SM) nos permitieron analizar e identificar los principales compuestos aislados.

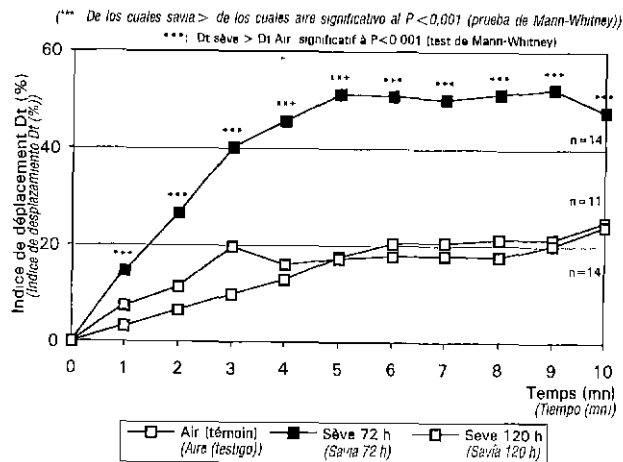


FIG. 1. — Réponse de *R. palmarum* à l'odeur de sève de palmier à huile fermentée pendant 72 et 120 h à 27 °C. déplacement par la marche en olfactomètre de grande dimension (200 × 90 × 70 cm) — (Respuesta del *R. palmarum* al olor de savia de la palma aceitera fermentada durante 72 y 120 h a 27 °C desplazamiento caminando en olfactómetro de gran tamaño (200 × 90 × 70 cm))

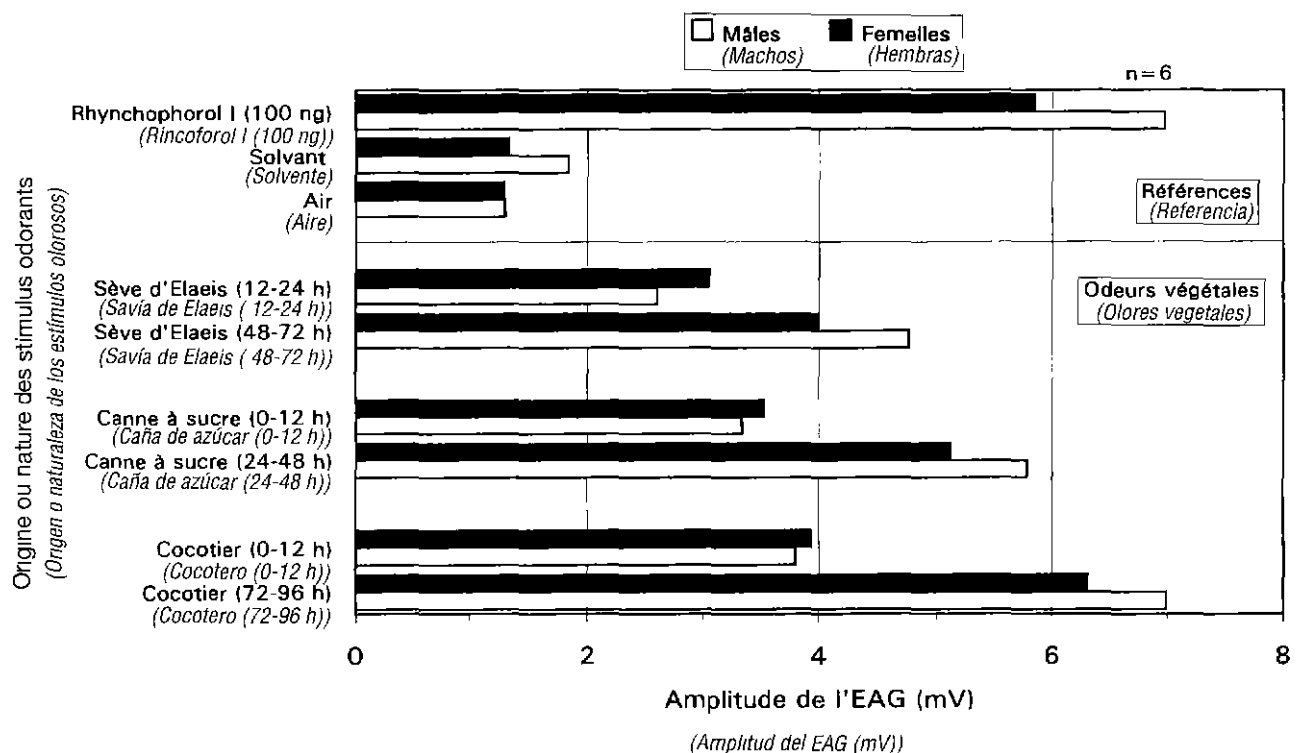


FIG. 2. — Réponse des récepteurs olfactifs de l'antenne de *R. palmarum* aux odeurs émises à différents stades de fermentation par 3 matériels végétaux attractifs pour l'insecte (1 µl d'extrait : Rochat, 1991). Les réponses obtenues à 3 stimulations de référence (air, solvant, rhynchophorol I : phéromone d'aggrégation de *R. palmarum*) sont présentées à titre de comparaison — (Respuestas de los receptores olfactivos de la antena de *R. palmarum* a los olores emitidos en diferentes estados de fermentación por 3 materiales vegetales atractivos para el insecto — 1 µl de extracto, Rochat, 1991— Las respuestas dadas a las 3 estimulaciones de referencia — aire, solvente, rincoforol I : feromona de agregación de *R. palmarum*— se presentan a título de comparación

- par extraction liquide au dichlorométhane, nous avons mis en évidence et identifié les composés volatils produits par la sève de palmier à huile au cours de sa fermentation (Nagnan *et al.*, 1992) ;
- La technique de collecte d'effluves (headspace dynamique) sur polymère adsorbant (SupelpakTM-2) suivie d'une désorption par solvant (pentane) nous a permis de collecter les composés volatils émis par la sève de palmier à huile, la tige de canne à sucre, le cœur de cocotier et le tronc de *Jacarata digitata*. Les dynamiques d'émission de composés volatils par ces 4 matériels végétaux ont été établies et comparées au cours d'une évolution de 7 jours en atmosphère tropicale (Rochat, 1991).

- por medio de una extracción líquida con diclorometano, hemos evidenciado e identificado los compuestos volátiles producidos por la savia de palma aceitera durante su fermentación (Nagan *et al.*, 1992) ;
- la técnica de colecta de efluvios (headspace dinámica) sobre polímero adsorbente (SupelpakTM-2) seguida de una desorción por solvente (pentano) nos ha permitido recuperar compuestos volátiles emitidos por la savia de la palma aceitera, el tallo de caña de azúcar, el cogollo del cocotero y el tronco de *Jacarata digitata*. Se establecieron y se hicieron comparaciones de las dinámicas de emisión de los compuestos volátiles por estos 4 materiales vegetales durante un periodo evolutivo de 7 días en atmósfera tropical (Rochat, 1991).

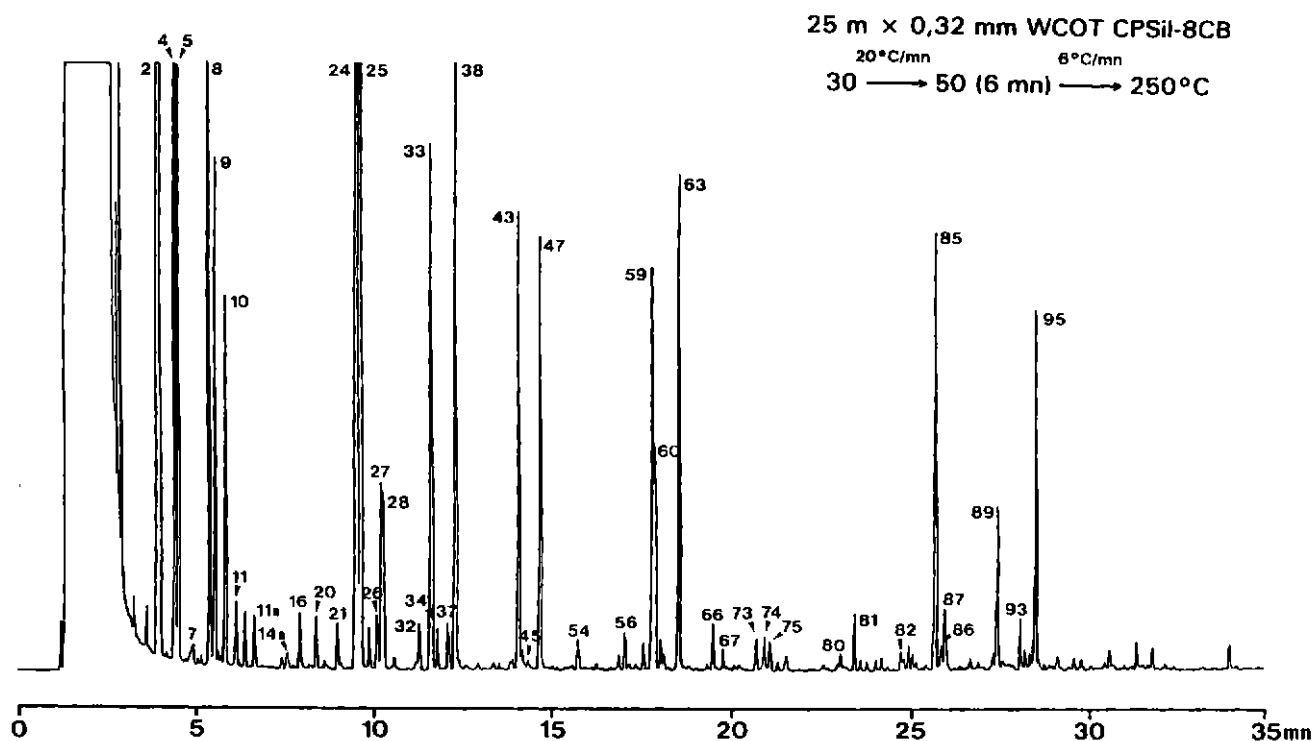


FIG. 3. — Chromatogramme des composés volatils émis par le cœur de cocotier entre 72 et 96 heures après la coupe des tissus et évolution en atmosphère humide à 28-30 °C. Les composés les plus abondants sont : l'acétone (2), l'isopentanol (4), le 2-méthylbutanol (5), l'acétate d'isobutyle (8), le butan-2,3-diol (9), l'hexan-2-one (10), l'acétate d'isopentyle (24), l'acétate de 2-méthylbutyle (25), le 3,3-diméthylacrylate d'éthyle (33), le tiglate d'éthyle (38), le phénol (43), le 2-phényléthanol (63) et un sesquiterpène non identifié (95) — (Cromatograma de los compuestos volátiles emitidos por el cogollo de cocotero entre 72 y 96 horas después de haber cortado los tejidos y evolución en atmósfera húmeda a 28-30 °C. Los compuestos más abundantes son : el acetona (2), el isopentanol (4), el 2-metilbutanol (5), el acetato de isobutilo (8), el butan-2,3-diol (9), el hexan-2-one (10), el acetato de isopentilo (24) el acetato de 2-metilbutilo (25), el 3,3-dimetilacrilato de etilo (33) el tiglato de etilo (38), el fenol (43), el 2-feniletanol (63) y un sesquiterpeno sin identificar (95).

Une centaine de composés ont été identifiés dans les effluves végétaux analysés (exemple : chromatogramme des effluves de cœur de cocotier présenté figure 3). Leur nature est très variée : produits de fermentation (alcools, acides et esters dérivés), mono- et sesquiterpènes, composés de l'odeur verte, composés aromatiques (dérivés phénoliques). Sauf pour le *Jacaratia*, l'émission de composés volatils est très limitée pendant les premières 24 heures. Elle devient très importante à partir de 48 heures d'évolution, l'augmentation de la quantité des effluves émis s'accompagne d'une diversification de leurs constituants.

Chaque matériel végétal émet des composés volatils qui le caractérisent :

- pour la canne à sucre, les composés caractéristiques sont des monoterpènes de type menthol et des sesquiterpènes ;
- pour le *Jacaratia*, il s'agit de composés de l'odeur verte (hexanal, hexanol, hexénols), de monoterpènes et d'un hydrocarbure en C11 non identifié ;
- les effluves de sève de palmier sont caractérisés par l'abondance d'acides organiques libres (acétique surtout) et de leurs esters éthyliques correspondants ;
- le cocotier, enfin, est caractérisé par la présence de composés aromatiques (phénol, guaiacol, 1,2-diméthoxybenzène) ainsi que par différents esters éthyliques d'acides insaturés.

Les composés volatils communs aux effluves des 4 matériels végétaux sont très peu nombreux (Tableau II). Ce sont tous des composés habituels d'une fermentation alcoolique aérobie. Les esters éthyliques des acides en C4, C6, C8, C10, qui ont la même origine, sont caractéristiques des effluves de la sève de palmier à huile et de cœur de cocotier. A ces

Se identificaron un centenar de compuestos en las efluvias vegetales analizados (ejemplo : cromatograma de efluvias de cogollo de cocotero presentado en la figura 3). Son de naturaleza muy variada : productos de fermentación (alcoholes, ácidos y ésteres derivados), mono y sesquiterpenos, compuestos del olor verde, compuestos aromáticos (derivados fenólicos). Salvo para Jacaratia, la emisión de compuestos volátiles está muy limitada durante las primeras 24 horas. Se vuelve muy importante luego de 48 horas de evolución. El incremento de la cantidad de efluvias emitidas se acompaña de una diversificación de sus componentes.

Cada material vegetal emite compuestos volátiles que lo caracterizan :

- en la caña de azúcar, los compuestos característicos son monoterpénos de tipo mentol y sesquiterpenos ;
- concierne al *Jacaratia*, se trata de compuestos del olor verde (hexanal, hexanol, hexenolos), de monoterpénos y de un hidrocarburo en el C11 sin identificar ;
- las efluvias de la savia de palma se caracterizan por la abundancia de ácidos orgánicos libres (acético sobre todo) y de sus ésteres etílicos correspondientes ;
- el cocotero, a su vez se caracteriza por poseer compuestos aromáticos (fenol, guayacol, 1-2-dimetoxibenceno) así como diferentes ésteres etílicos de ácidos insaturados.

Muy pocos son los compuestos volátiles comunes a las efluvias de los 4 materiales vegetales (Cuadro II). Todos ellos son compuestos usuales de la fermentación alcohólica aerobia. Los ésteres etílicos de ácidos en C4, C6, C8, C10, que tienen el mismo origen, son característicos de las efluvias de la savia de palma aceitera y del cogollo del cocotero. A estos

TABEAU II. — Composés communs aux effluves émis par 4 matériels végétaux, très attractifs pour *R. palmarum* (canne à sucre, coeur de cocotier, tronc de *Jacaratia digitata*, sève de palmier à huile. — (Compuestos comunes de las efluvias emitidas por 4 materiales vegetales, muy atractivos para *R. palmarum* (caña de azúcar, cogollo de cocotero, tronco de *Jacaratia digitata*, savia de palma aceitera)

Composés identifiés (Compuestos identificados)	Composés dont la présence est très probable (cf commentaires dans le texte) (Compuestos cuya presencia es muy probable —véase comentarios en el texto)
Acétoïne (Acetoína)	Acétaldéhyde (Acetaldehído)
Isopentanol (Isopentanol)	Ethanol (Etenol)
2-méthylbutanol (2-metilbutanol)	Acétate d'éthyle (Acetato de etilo)
Butan-2,3-diol (Butan-2,3-diol)	
2-Phényléthanol (2-Feniletanol)	
Acétate d'isobutyle (Acetato de isobutilo)	
Acétate d'isopentyle (Acetato de isopentilo)	
Acétate de 2-méthylbutyle (Acetato de 2-metilbutilo)	

composés, il convient d'ajouter l'éthanol, l'acétaldéhyde et l'acétate d'éthyle que nos conditions analytiques ne nous permettaient pas de détecter mais qui sont, selon toute logique, présents dans nos extraits en tant que métabolites terminaux des fermentations alcooliques.

Les 4 matériels végétaux étudiés, très différents les uns des autres mais tous utilisés avec succès sur le terrain pour attirer *R. palmarum*, n'émettent en commun que des composés de fermentation. Ce résultat conforte notre hypothèse originelle selon laquelle l'attraction de *R. palmarum* par ses plantes-hôtes serait induite par des composés émis lors de la fermentation des liquides sucrés exsudant des plantes et des tissus blessés. La spécificité et l'intensité de l'attraction exercée par les palmiers pourraient être liées à des composés caractéristiques de ces plantes identifiés dans les effluves de coeur de cocotier : composés aromatiques et esters éthyliques d'acides insaturés par exemple.

L'ATTRACTION PHÉROMONALE CHEZ *R. PALMARUM*

Mise en évidence sur le terrain

Depuis 30 ans un grand nombre de phéromones ont été identifiées chez plusieurs centaines de Lépidoptères et de Coléoptères (Tamaki, 1985 ; Rochat, 1991 ; Arn *et al.*, 1992). Pour de nombreux ravageurs, les phéromones de synthèse, attractifs sélectifs puissants, se sont avérées des outils très performants d'estimation des populations ou de lutte directe par confusion sexuelle ou par piégeage, comme par exemple contre l'Anthonome du cotonnier (Cf. revue par Ridgway *et al.*, 1990). Nous nous sommes donc intéressés à l'existence de phéromones chez les rhynchophores, attendu que toute découverte dans ce domaine pouvait déboucher sur des applications agronomiques très fructueuses.

Alors que l'on pensait que l'attraction des *R. palmarum* vers les palmiers n'était due qu'à un effet du végétal, nous avons montré que les charançons contribuent très fortement à leur propre regroupement. À l'aide de *R. palmarum* engagés, associés ou non à du stipe de palmier, nous avons montré en Colombie (ainsi que Moura *et al.*, (1989) au Brésil) que la présence de mâles de *R. palmarum* a un effet synergique très important avec le palmier pour l'attraction de congénères des 2 sexes (Fig. 4 ; Rochat *et al.*, 1991a). Les femelles n'ont aucun effet seules ; cependant lorsque mâles et femelles sont réunis, l'influence attractive des mâles diminue nettement. Ce résultat indiquait que les mâles de *R. palmarum* émettaient probablement une phéromone d'agrégation, en présence de plante-hôte et quand ils n'étaient pas au contact de femelles.

compuestos, conviene añadir el etanol, el acetaldehído y el acetato de etilo que nuestras condiciones de análisis no nos permitían detectar pero que están, lógicamente, presentes en nuestros extractos en forma de metabolitos terminales de fermentaciones alcohólicas.

*Los 4 materiales vegetales estudiados, muy diferentes unos de otros pero todos empleados exitosamente en el campo para atraer *R. palmarum*, no emiten en común sino compuestos de fermentación. Este resultado apoya nuestra hipótesis original según la cual la atracción de *R. palmarum* por sus plantas huéspedes sería inducida por compuestos emitidos durante la fermentación de los líquidos azucarados que exudan las plantas y los tejidos heridos. La especificidad y la intensidad de la atracción ejercida por las palmas podrían estar relacionadas con compuestos característicos de estas plantas identificadas en las efluvias del cogollo de cocotero — compuestos aromáticos y ésteres etílicos de ácidos insaturados por ejemplo.*

ATRACCIÓN FEROMONAL EN *R. PALMARUM*

Puesta en evidencia en el campo

*Desde hace 30 años un gran número de feromonas han sido identificadas en varios centenares de Lepidópteros y de Coleópteros (Tamaki, 1985 ; Rochat, 1991 ; Arn *et al.*, 1992). Para un gran número de plagas, los feromonas de síntesis, atractivos selectivos poderosos, han demostrado ser herramientas muy efectivas para estimar poblaciones o controlar directamente por confusión sexual o trapeo, como por ejemplo contra el Anthonoma del cocotero (Véase revista por Ridgway *et al.*, 1990). Por lo tanto nos hemos interesado en la existencia de feromonas en los rincóforos, considerando que cualquier descubrimiento en este ámbito podría llegar a aplicaciones agronómicas muy prometedoras.*

*Aunque se pensaba que la atracción de los *R. palmarum* hacía las palmas no estaba debida sino a un efecto vegetal, hemos demostrado que los picudos contribuyen muy fuertemente a su propio agrupamiento. Mediante *R. palmarum* enjaulados, asociados o no con estipe de palma, hemos demostrado en Colombia (asi como Moura *et al.* (1989) en El Brasil) que la presencia de machos de *R. palmarum* tiene un efecto sinérgico muy importante con la palma para atraer congénères de ambos sexos (Fig. 4 ; Rochat *et al.*, 1991a). Las hembras solas no tienen ningún efecto ; sin embargo cuando machos y hembras estan reunidos, la influencia atractiva de los machos disminuye fuertemente. Este resultado indicaba que los machos de *R. palmarum* emitían probablemente una feromona de agregación, en presencia de la planta-huesped y cuando no estaban en contacto con las hembras.*

Identification de la phéromone d'agrégation

Au laboratoire, la technique de collecte d'effluves sur polymère adsorbant nous a permis d'isoler les composés volatils émis par des *R. palmarum* des 2 sexes et de tester l'effet de ces effluves sur des mâles et des femelles. Les effluves mâles sont caractérisés par la présence de 2 composés, émis ni par les femelles ni par le matériel végétal (Fig. 5). Ces effluves reproduisent l'effet de mâles vivants en olfactomètre à 2 puits, démontrant que les mâles émettent une phéromone d'agrégation (attractive pour les 2 sexes : fig. 6). Les effluves mâles sont très bien détectés par les récepteurs olfactifs des 2 sexes, donnant des EAG de forte amplitude, alors que les effluves femelles ou végétaux témoins ne donnent que de faibles réponses.

L'analyse des effluves mâles par CPG, CPG-SM, différentes techniques microanalytiques complémentaires et la synthèse de molécules de référence nous ont permis d'identifier le composé majoritaire des effluves mâles de *R. palmarum* comme étant le (E)-2-méthylhept-5-én-4-ol (Fig. 5), cette molécule a été baptisée initialement rhynchophorol (Rochat *et al.*, 1991b). Pour des raisons pratiques, nous la nommerons par la suite rhynchophorol I. Le composé minoritaire de ces effluves a été identifié ultérieurement comme étant le 2,3-époxy-6-méthylheptan-4-ol (époxyrhynchophorol I; Rochat *et al.*, 1993 ; fig. 5).

L'EAG et l'olfactométrie ont confirmé au laboratoire l'activité phéromonale du rhynchophorol I. Ainsi, 10 ng de rhynchophorol I racémique de synthèse [(±)-rhynchophorol I] reproduisent l'effet de 3 mâles vivants ou de leurs effluves naturels en olfactomètre à 2 puits (Fig. 6). La synergie entre la phéromone et les odeurs de végétal attractif est aussi observée en olfactomètre : les *R. palmarum* choisissent très préférentiellement la combinaison "rhynchophorol I + canne" à la canne seule (Fig. 6). A l'inverse, testé seul ou en combinaison avec le rhynchophorol I, le (±)-époxyrhynchophorol I synthétique s'est avéré inactif en olfactomètre, aussi bien chez les mâles que chez les femelles. Une étude électrophysiologique a montré que l'antenne de *R. palmarum* est 1.000 fois plus sensible au (±)-rhynchophorol I qu'au (±)-époxyrhynchophorol I (Rochat, non publié).

Identificación de la feromona de agregación

En el laboratorio, la técnica de colecta de efluvios en polímero adsorbente nos ha permitido aislar los compuestos volátiles emitidos por *R. palmarum* de ambos sexos y probar el efecto de estas efluvios sobre machos y hembras. Las efluvios macho se caracterizan por la presencia de 2 compuestos, que no son emitidos ni por las hembras ni por el material vegetal (Fig. 5). Estas efluvios reproducen el efecto de los machos vivos en olfactómetro de 2 pozos, lo que demuestra que los machos emiten una feromona de agregación (atractiva para ambos sexos ; fig. 6). Las efluvios macho se detectan muy bien por los receptores olfactivos de ambos sexos, y dan EAG de fuerte amplitud, mientras que las efluvios de las hembras o vegetales testigos no dan sino respuestas bajas.

El análisis de las efluvios macho por CPG, CPG-SM, diferentes técnicas microanalíticas complementarias y la síntesis de moléculas de referencia nos han permitido identificar el compuesto mayoritario de las efluvios macho de *R. palmarum* como (E)-2-metilhept-5-én-4-ol (Fig. 5), esta molécula fue llamada inicialmente rincoforol (Rochat *et al.*, 1991b). Por razones prácticas, la llamaremos en adelante rincoforol I. El compuesto minoritario de estas efluvios fue identificado posteriormente como 2,3-epoxi-6-metilheptano-4-ol (epoxirincoforol I, Rochat *et al.*, 1993 ; fig. 5).

El EAG y la olfactometría confirmaron en laboratorio la actividad feromonal del rincoforol I. Así, 10 ng de rincoforol I racémico de síntesis [(±)-rincoforol I] reproduce el efecto de 3 machos vivos o de sus efluvios naturales en el olfactómetro de 2 pozos (Fig. 6). La sinergia entre la feromona y los olores de vegetal atractivo se observa también en el olfactómetro : los *R. palmarum* escogen preferencialmente la combinación "rincoforol I + caña" a la de la caña sola (Fig. 6). Por el contrario, probado sólo o en combinación con el rincoforol I, el (±)-epoxirincoforol I sintético ha demostrado ser inactivo en olfactometría, tanto en los machos como en las hembras. Un estudio electrofisiológico ha mostrado que la antena de *R. palmarum* es mil veces más sensible al (±)-rincoforol I que al (±)-epoxirincoforol I (Rochat, sin publicarse).

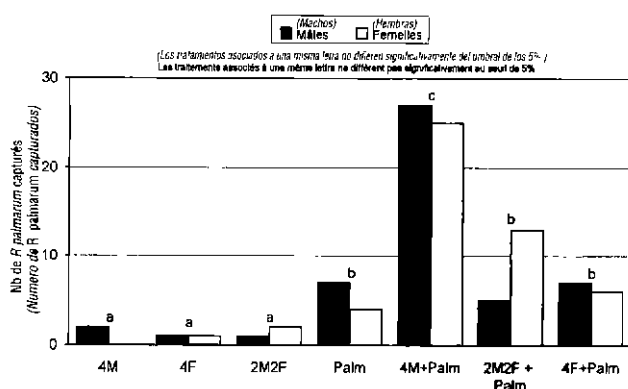


FIG. 4. —Captures de *R. palmarum* obtenues à l'aide de *R. palmarum* vivants engagés avec ou sans stipe de palmier à huile (4M : 4 mâles sans palmier, 4F : 4 femelles sans palmier, 2M2F : 2 mâles + 2 femelles sans palmier, Palm : palmier sans insectes, 4M+Palm : 4 mâles avec palmier, 4F+Palm : 4 femelles avec palmier, 2M2F+Palm : 2 mâles + 2 femelles avec palmier). — (Captura de *R. palmarum* conseguida mediante *R. palmarum* vivos enjaulados con o sin estipe de palma aceitera — 4M : 4 machos sin palma, 4F : 4 hembras sin palma, 2M2F : 2 machos + 2 hembras sin palma, Palm : palma sin insectos, 4M+Palm : 4 machos con palma, 4F+Palm : 4 hembras con palma, 2M2F+Palm : 2 machos + 2 hembras con palma).

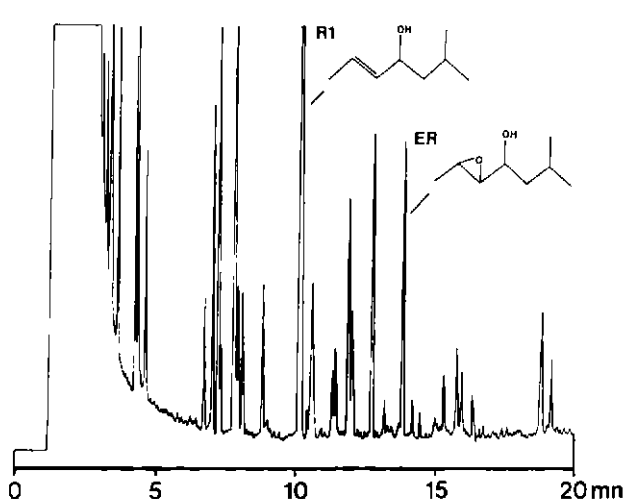


FIG. 5. — Chromatographe des composés volatils émis par les mâles de *R. palmarum* (R1 et ER) en présence de canne à sucre : structure de la phéromone d'agrégation (R1 : rhynchophorol I) et de l'époxyrhynchophorol I (ER), inactif sur le comportement de l'insecte. — (Cromatografía de los compuestos volátiles emitidos por los machos de *R. palmarum* (R1 y ER) en presencia de caña de azúcar, estructura de la feromona de agregación (R1 : rincoforol I) y del epoxirincoforol I (ER) inactivo sobre el comportamiento del insecto).

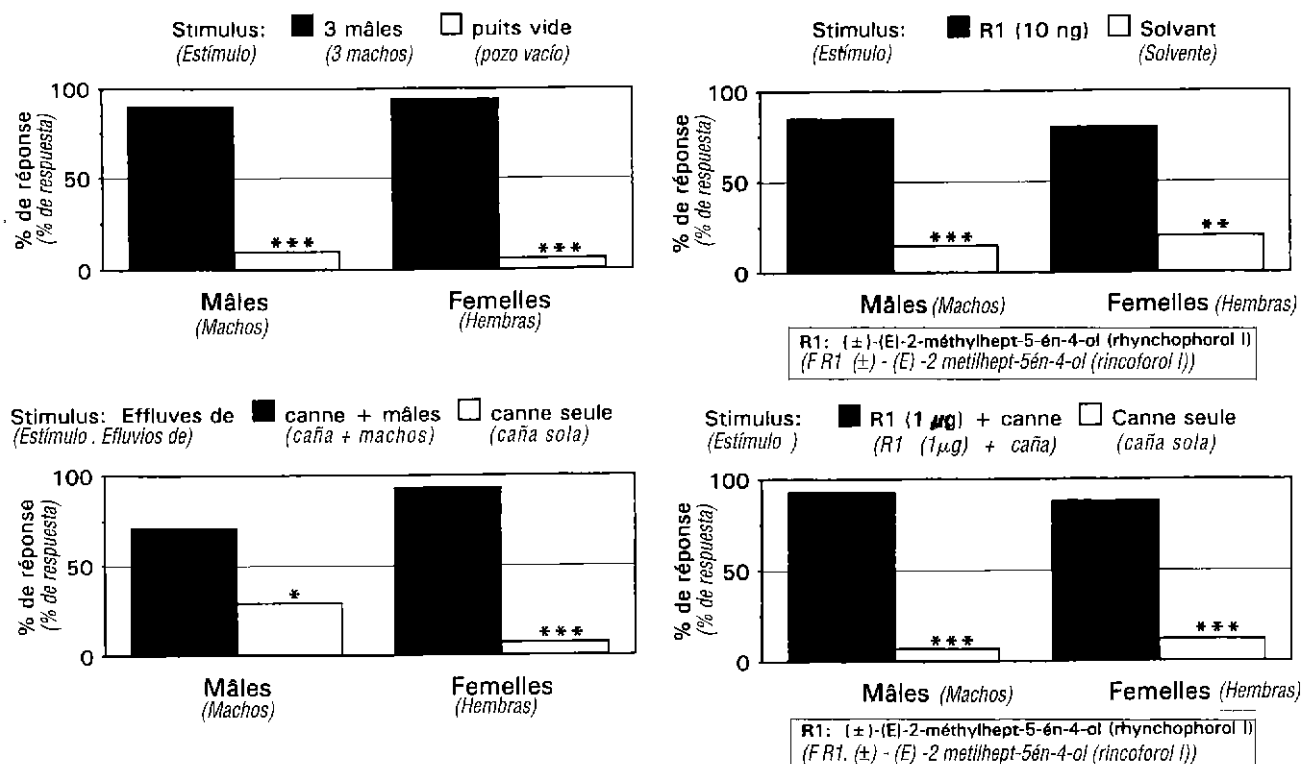


FIG. 6. — Réponses des mâles et des femelles de *R. palmarum* à des congénères mâles vivants, des effluves mâles et du rhynchophorol I racémique de synthèse (10 ng sans caña à sucree et 1 µg avec caña à sucree), en olfactomètre à 2 puits (Choix significatif à * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$ ou *** $P < 0,001$, test binomial) — (Respuestas de los machos y de las hembras de *R. palmarum* a sus congénères machos vivos, de las effluvia macho y del rincoforol I racémico de síntesis -10 ng sin caña de azúcar y 1 µg con caña de azúcar—, en olfactometro de 2 pozos —Selección significativa a * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$ ou *** $P < 0,001$, test binomial)

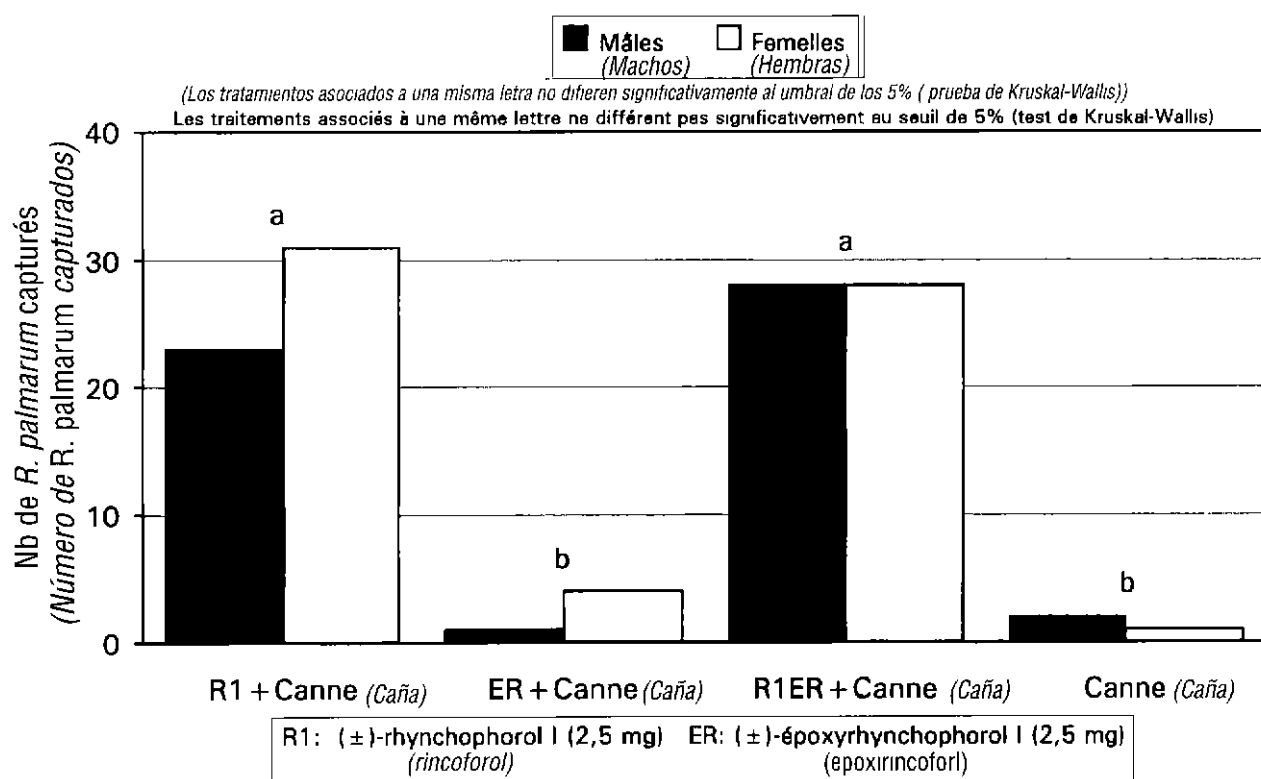


FIG. 7. — Effets du rhynchophorol I et de l'époxyrhynchophorol I racémiques sur le piégeage de *R. palmarum* en plantation de palmier à huile (Colombie, Llanos, captures d'un piège cumulées pour 2 périodes de piégeage de 15 jours) — (Efectos del rincoforol I y del epoxirincoforol I racémicos sobre el trapeo de *R. palmarum* en plantación de palma aceitera (Colombia, Llanos - capturas de una misma trampa acumuladas sobre 2 períodos de trapeo de 15 días)

Le rhynchophorol I de synthèse accroît très fortement l'efficacité des pièges végétaux sur le terrain

Nous avons montré que le (\pm)-rhynchophorol I était un puissant attractif pour *R. palmarum* (mâles et femelles) en association avec de la canne à sucre (Colombie et Brésil⁽¹⁾, données non publiées). Le (\pm)-époxyrhynchophorol I testé seul ou en association au (\pm)-rhynchophorol I (rapport 1,1) est sans effet sur l'attraction des *R. palmarum* (Fig. 7). La phéromone seule est peu ou pas attractive (Zagatti, non publié), donnée confirmée par les travaux publiés par Oehlschlager *et al.*, (1992, 1993).

La synergie entre le (\pm)-rhynchophorol I et les appâts végétaux est très élevée et donc très intéressante à exploiter d'un point de vue agronomique pour rentabiliser la mise en place des pièges. On observe en moyenne des captures 10 fois supérieures avec les pièges "végétal + rhynchophorol I" qu'avec les pièges "végétal seul"; ce facteur est souvent de 20 ou 30 (Fig. 7 et Oehlschlager *et al.*, 1992, 1993). Oehlschlager *et al.*, (1993) présentent un ensemble très complet de données, obtenues au Costa Rica, sur l'utilisation pratique de rhynchophorol I de synthèse pour le piégeage de *R. palmarum* en plantation. L'efficacité de la phéromone synthétique est très nette dans les zones ou aux périodes où les populations sont faibles; en effet, alors que les appâts végétaux traditionnels ne permettent de capturer quasiment pas de rhynchophores dans certains cas, on obtient des captures très significatives de charançons avec des capsules de polyéthylène contenant seulement 2,5 ou 5 mg de (\pm)-rhynchophorol I en solution dans l'huile de paraffine (Fig. 7).

Oehlschlager *et al.*, (1992) ont montré par piégeage de terrain que le rhynchophorol I naturel est le S-(-)-rhynchophorol I et que l'antipode R est inactif sur l'insecte. Les synthèses énantiosélectives des R- et S-rhynchophorol I ont été réalisées par Mori et Ishigami, (1992). D'un point de vue appliqué, l'usage de phéromone optiquement pure, d'un coût nettement supérieur à celui de la phéromone racémique est sans intérêt.

Phéromone de cour

Il existe chez *R. palmarum* une autre phéromone que la phéromone d'agrégation volatile produite par les mâles. Il s'agit d'une phéromone de cour, cuticulaire, propre aux femelles: elle agit par contact et contribue à la reconnaissance des femelles par les mâles ainsi qu'au succès des tentatives d'accouplement (Rochat et Zagatti, 1993). La nature chimique de cette phéromone n'est pas connue. Son intérêt appliqué paraît minime puisqu'elle n'a pas d'effet à distance.

PHÉROMONES CHEZ D'AUTRES ESPÈCES DU GENRE RHYNCHOPHORUS

Les résultats que nous avons obtenus sur l'espèce *palmarum* ont amorcé une dynamique d'étude de l'écologie chimique des autres rhynchophores d'importance économique. Ainsi différentes équipes de recherche s'intéressent aujourd'hui à ces insectes, notamment aux Etats-Unis et au Canada. Ainsi, Weissling *et al.*, (1993) ont mis en évidence une phéromone d'agrégation chez *R. cruentatus*. Pour notre part, nous avons travaillé sur les espèces *phoenicis* et *vulneratus*, respectivement d'Afrique et d'Asie du Sud-Est. L'espèce *vulneratus* est la seule espèce de rhynchophore pour laquelle il existait dans la littérature des données anciennes relatives à une phéromone. Meksongsee et Sakulpanich, (1975) rapportent en effet des données de piégeage mettant en évidence un effet agrégatif des mâles de *R. vulneratus*.

(1) Communication personnelle de P. Byron

El rincoforol I de síntesis aumenta muy fuertemente la eficiencia de las trampas vegetales en el campo

Hemos demostrado que el (\pm)-rincoforol I era un atractivo poderoso para *R. palmarum* (machos y hembras) en asociación con la caña de azúcar (Colombia y Brasil⁽¹⁾; datos sin publicarse). El (\pm)-epoxirincoforol I probado solo o asociado con el (\pm)-rincoforol I (similitud 1:1) no tiene efecto sobre la atracción de los *R. palmarum* (Fig. 7). La feromona sola es poco atractiva (Zagatti, sin publicarse), dato confirmado por los trabajos publicados por Oehlschlager *et al.*, (1992, 1993).

La sinergia entre el (\pm)-rincoforol I y los cebos vegetales es muy alta y por lo tanto explotarla resultaría interesante desde un punto de vista agronómico para rentabilizar la colocación de trampas. Se observa en promedio capturas que son 10 veces superiores con trampas "vegetal + rincoforol I" que con trampas "vegetal solo"; este factor es a menudo de 20 o 30 (Fig. 7 y Oehlschlager *et al.*, 1992, 1993). Oehlschlager *et al.*, (1993) presentan un conjunto muy completo de datos, conseguidos en Costa Rica, sobre la utilización práctica del rincoforol I de síntesis para el trapeo de *R. palmarum* en plantación. La eficiencia de la feromona sintética es muy clara en las zonas o durante los períodos en que las poblaciones son bajas, efectivamente, mientras que los cebos vegetales tradicionales no permiten capturar casi ningún rincóforo en algunos casos, se consiguen capturas muy significativas de picudos con capsulas de polietileno que contienen tan sólo 2,5 o 5 mg de (\pm)-rincoforol I en solución en aceite de parafina (Fig. 7).

Oehlschlager *et al.*, (1992) han demostrado mediante trapeo en el campo que el rincoforol I natural es el S-(-)-rincoforol I y que el antípoda R es inactivo sobre el insecto. Las síntesis enantio-selectivas de los R- y S-rincoforol I fueron realizadas por Mori y Ishigami (1992). Desde un punto de vista aplicado, el empleo de la feromona ópticamente pura, de un costo francamente superior al de la feromona racémica no presenta interés alguno.

Feromona de cortejo

Existe en *R. palmarum* otra feromona diferente a la feromona de agregación volatile producida por los machos. Se trata de una feromona de cortejo, cuticular, propia a las hembras; actúa por contacto y contribuye a que los machos reconozcan las hembras y por lo tanto al éxito de las tentativas de acoplamiento (Rochat et Zagatti, 1993). No se conoce la naturaleza química de esta feromona. Su interés aplicado parece mínimo puesto que no tiene efecto a distancia.

FEROMONAS EN OTRAS ESPECIES DEL GENERO RHYNCHOPHORUS

Los resultados que hemos conseguido en la especie *palmarum* han iniciado una dinámica de estudio de la ecología química de los demás rincóforos de importancia económica. Así diferentes equipos de investigación se interesan hoy día en estos insectos, especialmente en Estados Unidos y en Canada. Es así como Weissling *et al.* (1993) han evidenciado una feromona de agregación en *R. cruentatus*. Por nuestra parte, hemos trabajado sobre las especies *phoenicis* y *vulneratus*, respectivamente en Africa y Asia del Sureste. La especie *vulneratus* es la única especie de rincóforo para la cual existen en la literatura datos ya antiguos relativos a una feromona. Meksongsee y Sakulpanich (1975) relatan en efecto que datos de trapeo evidencian un efecto agregativo de los machos de *R. vulneratus*.

(1) Comunicado personal de P. Byron

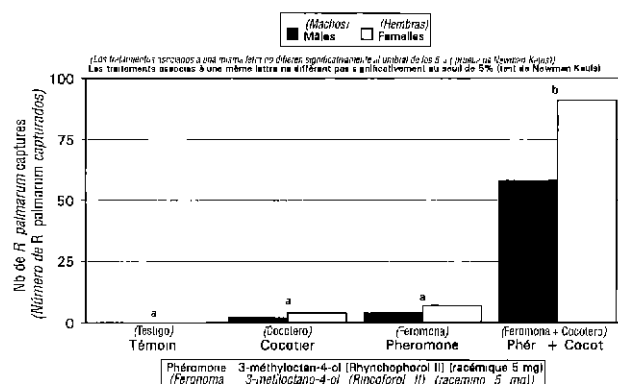


FIG. 8. — Effets du rhynchophorol II racémique sur le piégeage de *R. phoenicis* en plantation de cocotier (Côte-d'Ivoire, captures cumulées pour 4 essais de 11 jours avec 5 pièges par essai) — (Efectos del rincoforol II racémico sobre el napeo de *R. phoenicis* en plantación de cocotero (Costa de Marfil, capturas acumuladas para 4 ensayos de 11 días con 5 trampas por ensayo)

Par la technique de collecte d'effluves, nous avons montré qu'à l'instar des mâles de *R. palmarum*, les mâles de *R. phoenicis* et de *R. vulneratus* émettaient des composés volatils qu'on ne retrouvait ni chez les femelles ni dans le végétal. Chez ces 2 espèces, les individus des 2 sexes détectaient très bien les effluves mâles de leur espèce (EAG de fortes amplitudes) alors que les effluves femelles ou végétaux témoins ne donnaient que de très faibles réponses antennaires. Des résultats olfactométriques préliminaires obtenus pour les 2 espèces indiquent que les charançons des 2 sexes répondent aux effluves mâles de leur espèce. Ces données comportementales et électroantennographiques sont en accord et montrent que les effluves mâles des 2 espèces contiennent une phéromone d'agrégation (Rochat, en préparation).

La CPG a révélé qu'un unique composé volatil est émis par les mâles de *R. phoenicis*, alors que les effluves mâles de *R. vulneratus* sont constitués d'un mélange de 3 composés dont l'un est très majoritaire. L'un des composés minoritaires chez *R. vulneratus* n'est autre que le composé émis par *R. phoenicis*. La CPG, la CPG-SM et la synthèse de produits de référence nous ont permis d'identifier le composé émis par les mâles de *R. phoenicis* comme étant le 3-méthyl-octan-4-ol et le composé majoritaire des effluves mâles de *R. vulneratus* comme étant le 4-méthyl-nonan-5-ol (Rochat et al., 1993), pour lesquels nous proposons ici les noms triviaux de rhynchophorol II et rhynchophorol III respectivement. Ces 2 molécules sont structuralement très voisines l'une de l'autre mais diffèrent du rhynchophorol I. Ce sont des phéromones nouvellement décrites, apparentées à des phéromones identifiées chez des Scolytes (Pearce et al., 1975 ; Blight et al., 1977) et d'autres charançons (Schmuff et al., 1984).

L'utilisation de (±)-3-méthyl-octan-4-ol synthétique en piégeage de terrain a confirmé les données de laboratoire. Cette molécule (5 mg), en solution dans l'huile de paraffine et formulée en diffuseurs de polyéthylène expérimentaux, a un effet attractif très fortement synergique avec le tissu de cocotier sur les *R. phoenicis* des 2 sexes (Fig. 8). Les captures sont près de 25 fois plus importantes avec l'association "(±)-rhynchophorol II + cocotier" qu'avec le cocotier seul ou la phéromone seule qui présente une attractivité équivalente à celle du cocotier seul. Chez cette espèce les femelles paraissent plus sensibles à la phéromone que les mâles contrairement à *R. palmarum*. Ainsi le 3-méthyl-octan-4-ol constitue la phéromone d'agrégation de *R. phoenicis*. Des essais préliminaires de piégeage de terrain conduits selon les mêmes modalités en Indonésie à l'aide de (±)-4-méthyl-nonan-5-ol synthétique sont en cours et devraient confirmer que 4-méthyl-nonan-5-ol est un constituant essentiel de la phéromone d'agrégation de *R. vulneratus*.

Mediante la técnica de colecta de efluvias, hemos demostrado que los machos de *R. palmarum*, los machos de *R. phoenicis* y de *R. vulneratus* emiten compuestos volátiles que no se encontraban ni en las hembras ni en el vegetal. En ambas especies, los individuos de ambos sexos detectaban muy bien las efluvias macho de su especie (EAG de fuertes amplitudes) cuando las efluvias hembras o vegetales testigos no daban sino muy bajas respuestas a nivel de las antenas. Resultados olfactométricos preliminares obtenidos para ambas especies indican que los picudos de ambos sexos responden a las efluvias macho de su especie. Estos datos sobre el comportamiento y datos electroantennográficos concuerdan y señalan que las efluvias macho de las 2 especies contienen una feromona de agregación (Rochat, en preparación).

La CPG reveló que un único compuesto volátil es emitido por los machos de *R. phoenicis*, mientras que las efluvias macho de *R. vulneratus* están constituidas por una mezcla de 3 compuestos, uno de ellos siendo el principal. Uno de los compuestos minoritarios en *R. vulneratus* no es otro que el compuesto emitido por *R. phoenicis*. La CPG, la CPG-SM y la síntesis de productos de referencia nos han permitido identificar el compuesto emitido por los machos de *R. phoenicis* como el 3-metil-octano-4-ol y el compuesto principal de las efluvias macho de *R. vulneratus* como el 4-metil-nonano-5-ol (Rochat et al., 1993), para los cuales proponemos los nombres triviales de rincoforol II y rincoforol III respectivamente. Estas 2 moléculas son estructuralmente similares pero difieren del rincoforol I. Son nuevas feromonas descritas, emparentadas con las feromonas identificadas en los Escolítidos (Pearce et al., 1975 ; Blight et al., 1977) y demás gorgojos (Schmuff et al., 1984).

El empleo de (±)-3-metil-octano-4-ol sintético en trapeo de campo ha confirmado los datos de laboratorio. Esta molécula (5mg), en solución de aceite de parafina y formulada en difusores de polietileno experimentales, tiene un efecto atractivo en fuerte sinergia con el tejido del cocotero sobre los *R. phoenicis* de ambos sexos (Fig. 8). Las capturas son casi 25 veces mayores con la asociación "(±)-rincoforol II + cocotero" que con el cocotero solo o la feromona sola, la cual presenta una atractividad equivalente a la del cocotero solo. En esta especie las hembras parecen más sensibles a la feromona que los machos de *R. palmarum*. Así el 3-metil-octano-4-ol constituye la feromona de agregación de *R. phoenicis*. Ensayos preliminares de trapeo en el campo conducidos según las mismas modalidades en Indonesia con (±)-4-metil-nonano-5-ol sintético se están desarrollando y deberían confirmar que 4-metil-nonano-5-ol es un constituyente esencial de la feromona de agregación de *R. vulneratus*.

CONCLUSION

Après 6 années de recherches consacrées à *R. palmarum*, *R. phoenicis* et *R. vulneratus*, nous avons acquis beaucoup d'informations nouvelles sur l'écologie chimique de ces charançons tropicaux, tous ravageurs importants. L'objectif agronomique de ces travaux a été largement atteint puisque pour les espèces *palmarum* et *phoenicis* l'utilisation de phéromone synthétique permet un accroissement très important de l'efficacité du piégeage traditionnel par appâts végétaux et qu'un résultat similaire est probable pour *R. vulneratus*. Nos résultats ont également ouvert des perspectives très intéressantes d'études plus fondamentales de l'émission de phéromones par les Coléoptères.

Les travaux se poursuivent actuellement au laboratoire et sur le terrain pour préciser la composition énantiomérique des phéromones identifiées chez *R. phoenicis* et *R. vulneratus* et pour déterminer l'intérêt pratique d'utiliser des composés stéréochimiquement purs pour le piégeage de ces 2 ravageurs.

Les données acquises sur la composition des odeurs émises par des tissus végétaux très attractifs pour *R. palmarum* nous permettent d'envisager des essais prochains de substances de synthèses mimétiques des appâts naturels. Ces substances, combinées au rhynchophorol I, devraient fournir un attractif totalement synthétique très efficace pour piéger sélectivement ce ravageur, en s'affranchissant totalement de la préparation d'appâts végétaux naturels. L'utilisation de ces odeurs végétales de synthèse pourra probablement être étendue avec succès aux autres espèces de rhynchophores ayant une incidence économique.

Remerciements. — Nous tenons à remercier ici toutes les personnes ayant collaboré à ces travaux, nos collègues de l'INRA et nos partenaires extérieurs, tout particulièrement A. Sangaré IDEFOR/DPO (Côte-d'Ivoire), Palmeras del Ecuador (Equateur), Fedepalma, Palmar del Oriente, Palmeras de la Costa, F. Bernal, P. Genty, A. González, R. Herrera et A. Villanueva (Colombie), M. Byron (São Paulo Brésil), R. Desmier de Chenon (INRA / CIRAD-CP, Indonésie), et le Pr K. Mori de l'Université de Tokyo (Japon) ; ainsi que J.I.L. Moura (CEPLAC Brésil), C. Oehlschlager de l'Université Simon Fraser (Burnaby, Canada) et T. Weissling de l'Université de Floride (Fort Lauderdale, États-Unis) pour nous avoir aimablement communiqué leur résultats.

CONCLUSIÓN

Después de haber llevado a cabo investigaciones durante 6 años dedicadas al *R. palmarum*, *R. phoenicis* y *R. vulneratus*, hemos adquirido mucha información nueva sobre la ecología química de los picudos tropicales, todos ellos plagas de importancia. El objetivo agronómico de estos trabajos fue ampliamente alcanzado puesto que para las especies *palmarum* y *phoenicis* el empleo de la feromona sintética permite incrementar de manera muy importante la eficiencia del trapeo tradicional mediante cebos vegetales. Conseguir un resultado similar es probable sobre *R. vulneratus*. Nuestros resultados han abierto perspectivas muy interesantes para llevar a cabo estudios más fundamentales sobre la emisión de feromonas por los Coleópteros.

Actualmente, se prosiguen los trabajos en el laboratorio y en el campo para especificar la composición enantiomérica de las feromonas identificadas en *R. palmarum* y *R. vulneratus* y para determinar el interés práctico en emplear compuestos estereo-químicamente puros para el trapeo de estas dos plagas.

Los datos adquiridos sobre la composición de los olores emitidos por los tejidos vegetales muy atractivos para *R. palmarum* nos permiten prever próximamente ensayos de sustancias de síntesis miméticas de los cebos naturales. Estas sustancias, combinadas con rincóforol I, deberían dar un atractivo totalmente sintético muy eficaz para trapear selectivamente esta plaga, liberándose totalmente de la preparación de cebos naturales. El empleo de estos olores vegetales de síntesis podrá probablemente extenderse con éxito a las demás especies de rincóforos de incidencia económica.

Agradecimientos. — Quisieramos agradecer muy especialmente a todas las personas que han colaborado en estos trabajos, nuestros colegas del INRA, y nuestros socios exteriores, especialmente A. Sangaré (IDEFOR/DPO, Costa de Marfil), Palmeras del Ecuador (Ecuador), Fedepalma, Palmar del Oriente, Palmeras de la Costa, F. Bernal, P. Genty, A. González, R. Herrera y A. Villanueva (Colombia), M. Byron (São Paulo, Brasil), R. Desmier de Chenon (INRA/CIRAD-CP, Indonésia), y el Pr K. Mori de la Universidad de Tokyo (Japón); así como J.I.L. Moura (CEPLAC, Brasil), C. Oehlschlager de la Universidad Simon Fraser (Burnaby, Canada) y T. Weissling de la Universidad de Florida (Fort Lauderdale, Estados Unidos) por habernos comunicado tan amablemente sus resultados.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] ARN H., TÓTH M. et PRIESNER E. (1992) — List of sex pheromones of Lepidoptera and related attractants (2nd ed.) OILB-SROP / IOBC-WPRS, INRA Montfavet France, 179 p.
- [2] BLIGHT M.M., MELLON F.A., WADHAMS L.J. et WENHAM M.J. (1977). — Volatiles associated with *Scolytus scolytus* beetles on English elm. *Experientia*, **33**, 425-427.
- [3] GIBLIN-DAVIS R.M. et HOWARD F.W. (1989) — Vulnerability of stressed palm to attack by *Rhynchophorus vulneratus* (Coleoptera: Curculionidae) and insecticidal control of the pest. *J. econ. Entomol.* **82**, 1185-1190.
- [4] GRIFFITH R. (1987). — Red ring disease of coconut palm. *Plant disease*, **71**, 193-196.
- [5] HAGLEY E.A.C. (1965) — Tests of attractants for the Palm Weevil. *J. econ. Entomol.* **58**, 1002-1003.
- [6] HERNÁNDEZ J.V., CERDA H., JAFFE K., SÁNCHEZ P. (1993) — Localización del hésped, actividad diaria y optimización de las capturas mediante trampas inocuas del picudo del cocotero *Rhynchophorus palmarum* L. (Coleoptera: Curculionidae). *Agron. trop.* (Venezuela), sous presse.
- [7] MEKSONGSEE B. et SAKULPANICH U. (1975) — Field study of trapping coconut weevil *Rhynchophorus vulneratus* (Panzer) with sex attraction. 4th Session FAO technical working party on coconut production protection and processing. Kingston, Jamaica. 14-25 September 5 p.
- [8] MORI K. et ISHIGAMI K. (1992) — Pheromone synthesis. CXLV Synthesis of the enantiomers of rhynchophorol [(E)-6-methyl-2-hepten-4-ol] the male-produced aggregation pheromone of the american palm weevil, *Rhynchophorus palmarum*. *Liebigs Ann. Chem.* **11**, 1195-1198.
- [9] MORIN J.P., LUCCHINI F., ARAUJO J.C., FERREIRA J.M. et FRAGA L.S. (1986) — Le contrôle de *Rhynchophorus palmarum* par piégeage à l'aide de morceaux de palmier. *Oléagineux*, (2), **41**, 57-62.
- [10] MOURA J.I.L., SGRILLO R., VILELA E.F., AGUIAR M.A.G. et RESENDE M.L.V. (1989) — Estudo do comportamento olfativo de *Rhynchophorus palmarum* (L.) (Coleoptera: Curculionidae) no campo. *An. Soc. entomol. Brasil*, **18**, 267-273.
- [11] MOURA J.I.L., RESENDE M.L.V., SGRILLO R.B., NASCIMENTO L.A. et ROMANO R. (1990). — Diferentes tipos de armadilhas e iscas no controle de *Rhynchophorus palmarum* L. (Coleoptera: Curculionidae). *Agrorópica (Brasil)*, **2**, 165-169.
- [12] NADARAJAN L. (1984) — Studies on trapping the palm weevil, *Rhynchophorus phoenicis* F. in Coconut and Oil palm entomology. Training report. IRHO, Abidjan Côte-d'Ivoire, p. 12-38.

- [13] NAGNAN P., CAIN A. H. et ROCHAT D. (1992). —Extraction and identification of volatile compounds of fermented oil palm sap (palm wine), candidate attractants for the Palm weevil *Oléagineux*, **47**, (3), 135-142
- [14] OEHLISCHLAGER A. C., PIERCE H. D. JR., MORGAN B., WIMALARATNE P. D. C., SLESSOR K. N., KING G. G. S., GRIES G., GRIES R., BORDEN J. H., JIRON L. F., CHINCHILLA C. M. et MEXZAN R. G. (1992). —Chirality and field activity of rhynchophorol, the aggregation pheromone of the American palm weevil *Naturwissenschaften*, **79**, 134-135
- [15] OEHLISCHLAGER A. C., CHINCHILLA C. M., GONZALEZ L. M., JIRON L. F., MEXZAN R. G. et MORGAN B. (1993). —Development of a pheromone-based trapping system for the American palm weevil *Rhynchophorus palmarum* (L.) (Coleoptera : Curculionidae). *J. econ. Entomol.*, sous presse.
- [16] PEARCE G. T., GORE W. E., SILVERSTEIN R. M., PEACOCK J. W., CUTHBERT R. A., LANIER G. N. et SIMEONE J. B. (1975). —Chemical attractants for the smaller european elm bark beetle *Scolytus multistriatus* (Coleoptera : Scolytidae) *J. chem. Ecol.*, **1**, 115-124.
- [17] RIDGWAY R. L., INSCOE M. N. et DICKERSON W. A. (1990). —Role of the boll weevil pheromone in pest management, in : R. L. Ridgway, R. M. Silverstein et Inscoe M. N. eds, Behavior-modifying chemicals for insect management. Applications of pheromones and other attractants, Marcel Dekker, New-York 437-471
- [18] ROCHAT D. (1991). —Ecologie chimique du charançon des palmiers, *Rhynchophorus palmarum* (L.), (Coleoptera, Curculionidae). Thèse de Doctorat de l'Université Paris 6 135 pp.
- [19] ROCHAT D., GONZALEZ A., MARIAU D., VILLANUEVA A. et ZAGATTI P. (1991a). —Evidence for a male-produced aggregation pheromone in the American palm weevil, *Rhynchophorus palmarum* (L.) (Coleoptera : Curculionidae). *J. chem. Ecol.*, **17**, 1221-1230
- [20] ROCHAT D., MALOSSE C., LETTERE M., DUCROT P. H., ZAGATTI P., RENOU M. et DESCOINS C. (1991b). —Male-produced aggregation pheromone in the American palm weevil, *Rhynchophorus palmarum* (L.) (Coleoptera : Curculionidae) : Collection, identification, electrophysiological activity and laboratory bioassay. *J. chem. Ecol.*, **17**, 2127-2141
- [21] ROCHAT D., MALOSSE C., LETTERE M., RAMIREZ-LUCAS P., EINHORN J. et ZAGATTI P. (1993). —Identification of new pheromone-related compounds from volatiles produced by males of four Rhynchophorinae weevils (Coleoptera, Curculionidae). *C. R. Acad. Sc. Paris Ser. II*, **316**, Sous presse
- [22] ROCHAT D. et ZAGATTI P. (1993). —Mise en évidence d'une phéromone cuticulaire chez les femelles de *Rhynchophorus palmarum* (L.) (Coleoptera, Curculionidae). *C. R. Acad. Sc. Paris Ser. III*, Sous presse.
- [23] SCHMUFF N. R., PHILLIPS J. K., BURKHOLDER W. E., FALES H. M., CHEN C. W., ROLLER P. P. et MA M. (1984). —The chemical identification of the rice weevil and maize weevil aggregation pheromone. *Tetrahedron Lett.*, **25**, 1533-1534
- [24] SCHUILING M. et Van DINTHER J. B. (1981). —Red ring disease in the Paricatuba oil palm estate Para, Brazil. A case study. *Z. angew. Entomol.*, **91**, 154-169
- [25] TAMAKI Y. (1985). —Sex pheromone. In : G. A. Kerkut et L. I. Gilbert eds. Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology. Vol. 9. Pergamon press Oxford pp 145-191
- [26] WATTANAPONGSIRI A. (1966). —A revision of the genera *Rhynchophorus* and *Dynamis* (Coleoptera : Curculionidae) *Dep. Agric. Sci. Bull. (Bangkok)*, **1**, 1-328
- [27] WEISSLING T. J., GIBLIN-DAVIS R. M., SCHEFFRAHN R. H. et MENDOZA N. M. (1992). —Trap for capturing and retaining *Rhynchophorus cruentatus* (Coleoptera : Curculionidae) adults using *Sabal palmetto* as bait. *Fla. Entomol.*, **75**, 212-221.
- [28] WEISSLING T. J., GIBLIN-DAVIS R. M. et SCHEFFRAHN R. H. (1993). —Laboratory and field evidence for male-produced aggregation pheromone in *Rhynchophorus cruentatus* (F.) (Coleoptera : Curculionidae). *J. chem. Ecol.*, **19**, sous presse

ABSTRACT

Chemical ecology of palms weevils *Rhynchophorus* spp. (Coleoptera)

D. ROCHAT, C. DESCOINS, C. MALOSSE, P. NAGNAN, P. ZAGATTI, F. AKAMOU, D. MARIAU *Oléagineux*, 1993, **48**, N° 5, p. 225-236

The chemical ecology of palms weevils (*Rhynchophorus* spp.) was studied in the field and in the laboratory to identify substances attractive to adults and likely to improve trapping in plantations. We showed that *R. palmarum* adults are attracted by the odour that emanates from the tissue of their host plants during fermentation. The composition of odours emitted by 4 plants attractive to this species was determined. An aggregation pheromone was discovered and identified in *R. palmarum*. It is (*E*)-2-méthyl-5-hept-én-4-ol, a compound named rhynchophorol I. Another two aggregation pheromones were identified in *R. phoenicis* and *R. vulneratus* species: these are 3-méthyl-4-octan-ol (rhynchophorol II) and 4-méthyl-5-nonan-ol (rhynchophorol III) respectively. These molecules, which are emitted by males, act in strong synergism with plant odours to attract conspecific of both sexes from the same species. Synthetic rhynchophorol I and II (racemics) can be used to increase *R. palmarum* and *R. phoenicis* captures by a factor of 10 to 20 respectively, using conventional plant traps. Further studies on odours from plants attractive to *Rhynchophorus* weevils should soon lead to the production of totally synthetic attractants, making for easier and more effective capture of these pests.

Key words. — Coleoptera, Curculionidae, *Rhynchophorus*, aggregation pheromone, allelochemicals, identification, attraction, olfactometry trapping.